

## Diferenças ecomorfológicas e funcional em populações de *Phalloceros harpagos* Lucinda, 2008, na Bacia do alto rio Paraná

Manoela Lelis de Carvalho Leitão<sup>1\*</sup>

Ítalo Lima e Silva<sup>1</sup>

Kátia Aparecida Nunes Hiroki<sup>1</sup>

Afonso Pelli<sup>2</sup>

Fagner de Souza<sup>3</sup>

1. Universidade Federal do Triângulo Mineiro, Instituto de Ciências Exatas, Naturais e Educação - ICENE, Laboratório de Ecologia Aquática. Av. Guilherme Ferreira, 1940, 38022-200, Uberaba, MG, Brasil.

2. Universidade Federal do Triângulo Mineiro, Instituto de Ciências Biológicas e Naturais-ICBN, Laboratório de Ecologia e Evolução. Praça Manoel Terra, 330, Abadia, 38025-015, Uberaba, MG, Brasil

3. Universidade Estadual de Maringá, Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais - PEA, Coleção Ictiológica da Nupélia. Av. Colombo, 5790, 87020-900, Maringá, PR.

\*Autor para correspondência: [manoelalcl@hotmail.com](mailto:manoelalcl@hotmail.com)

### RESUMO

A afirmativa de que dentro de um ecossistema podem existir diferentes características ambientais e as populações tendem a se adaptar, é a regra para justificar as variações morfológicas. Assim, a ecomorfologia e a diversidade funcional tentam diagnosticar como e onde estas distintas características ambientais são refletidas na morfologia dos organismos. Neste sentido, partimos da hipótese de que populações de diferentes ambientes na bacia do alto rio Paraná apresentam variações ecomorfológicas e funcionais. Para obter os dados ecomorfológicos foram utilizados setenta indivíduos de *Phalloceros harpagos* oriundos de diferentes sub-bacias. Foram tomadas vinte e seis medidas morfométricas e calculadas seis áreas corporais. Para análise dos caracteres funcionais foram avaliados, o conteúdo estomacal e a osteologia de cinquenta indivíduos da espécie. Por meio das análises dos dados foi possível constatar e inferir parâmetros de que realmente as populações referentes à diferentes regiões da bacia hidrográfica analisada podem expressar diferenças nos padrões ecomorfológicos e funcionais. Diferenças essas relacionadas com as características ambientais de ecossistemas muitas vezes impactados por ações antrópicas, além de competições interespecíficas com espécies exóticas ali inseridas. Os impactos antrópicos diagnosticados nestes ambientes indicam que as ações de preservação, mitigação e/ou compensação ambiental são necessárias para manter a estrutura funcional destas populações.

**Palavras-chave:** Adaptação, características ambientais, Cyprinodontiformes, degradação ambiental, morfologia.

## Ecomorphological and functional differences in population of *Phalloceros harpagos* Lucinda, 2008, in Upper Paraná River Basin

### ABSTRACT

The assertion that within an ecosystem may exist different environmental characteristics and the populations tend to adapt, is the rule to justify the morphological variations. Thus, Ecomorphology and functional diversity try to diagnose how and where these different environmental characteristics are reflected in the organisms morphology. In this sense, our hypothesis was that populations of different environments in the Upper Paraná River Basin have ecomorphological and functional variations. For obtain Ecomorphological data were used seventy individuals of the *Phalloceros harpagos* from different sub-basins. Twenty-six morphometric measurements and calculated six body areas were taken. For analysis of the functional traits were evaluated, the stomach contents and osteology of fifty individuals of the species. The data analysis allowed noted and infer parameters about populations related to different regions can express differences in ecomorphological and functional standards. These differences related to the environmental characteristics of ecosystems often affected by human activities, and interspecific competition with alien species inserted there. The human impacts diagnosed in these environments indicate that conservation actions, mitigation and/or environmental compensation are necessary to maintain the functional structure of these populations.

**Keywords:** Adaptation; environmental characteristics; Cyprinodontiformes; environmental degradation; morphology.

### Introdução

Os ecossistemas aquáticos são utilizados em todo o mundo para inúmeras finalidades, dentre as quais se destacam: abastecimento e consumo, produção de energia, irrigação na agricultura, navegação, recreação e harmonia paisagística. E apesar da água ser importante para os seres vivos, nas últimas décadas vem se amplificando a degradação ambiental nos ambientes aquáticos, especialmente, devido as ações antrópicas e as formas negativas de sua utilização (MORAES, 2002).

Devido as diferenças ambientais encontradas nos distintos ecossistemas, os organismos tendem a se adaptar de acordo com as pressões e variações ambientais que estão submetidos. Este processo evolutivo representa a grande influência do ambiente nas adaptações (genotípica e fenotípica) dos organismos (PERES-NETO, 1999). Neste contexto a ideia da ecomorfologia se demonstra uma eficaz metodologia, este ramo da ecologia investiga como o ambiente age sobre o fenótipo dos organismos, por meio de pressões seletivas, selecionando-os de acordo com os recursos disponíveis naquele ambiente (LEISLER; WINKLER, 1995; GOMES et al., 2003).

Ao combinarmos as características ecológicas, inferidos pelo paradigma da ecomorfologia, com a história evolutiva das espécies, é possível testarmos hipóteses sobre os processos que regulam a distribuição das espécies e composição das comunidades. (BROOKS; MCLENNAN, 1991). Inferindo como as características morfológicas são influenciadas pelas pressões ambientais, podemos ampliar esta verificação combinando novas métricas, por exemplo com a ecologia trófica (SOUZA et al., 2015). Os recursos alimentares que são uns dos principais fatores mais importantes no ambiente e podem interferir diretamente na composição e na distribuição das espécies, e consequentemente afeta o tamanho populacional (LAGLER et al., 1997).

Neste sentido, a ictiofauna de água doce dispõe de uma ampla gama de estratégias e táticas alimentares, que pode favorecer suas adaptações frente as condições que são impostas pelo regime hídrico em que está submetido. Estas variações no espectro alimentar podem estar relacionadas ao período sazonal e outros fatores que alteram a dinâmica dos rios (LOWE-MCCONNELL, 1987). Assim, a ecologia trófica aliada à ecomorfologia pode se apresentar como ferramentas importantes para resolver questões ecológicas dentro da ecologia de ambientes aquáticos continentais.

Outro método que explica os processos ecológicos em comunidade de peixes e tem se mostrado bastante eficiente para diversos tipos de ambientes, inclusive riachos, é a diversidade funcional (CIANCIARUSO et al., 2009). O conceito de diversidade funcional é uma forma de classificação da diversidade biológica em que seus parâmetros utilizados são as funções que cada espécie desempenha dentro da comunidade e não primordialmente as características fenotípicas ou genotípicas das espécies (MAZZONI et al., 2010).

Neste sentido, testamos a hipótese de que há variações ecomorfológicas e funcionais em diferentes populações de *Phalloceros harpagos* Lucinda, 2008, oriundas de diferentes sub-bacias no alto rio Paraná. As características ímpares de cada sub-bacia podem oferecer diferentes pressões as suas populações residentes. Desta forma, objetivamos analisar as variações ecomorfológicas e funcionais em populações de *P. harpagos* em diferentes ambientes lóticos na bacia do alto rio Paraná.

### Material e Métodos

#### Área de estudo

Os peixes analisados foram oriundos de cinco ambientes de distintas sub-bacias pertencentes ao alto do rio Paraná (Figura 1).

**Rio Uberaba:** pertence a sub-bacia do rio grande e está localizado nas coordenadas 19°42'55,85"S e 47°56'24,44"O, situado na cidade de Uberaba-MG, tanto no perímetro urbano como em áreas rurais. De forma observacional, apresenta um fluxo mesclado de ambiente com corredeiras e grandes remansos. Além disso, em sua dimensão longitudinal possui algumas barragens, direcionadas ao abastecimento e tratamento de esgoto.

Nas proximidades ao longo das margens observa-se mata ciliar comprometida, sendo intenso o plantio de cultivos de soja, milho, cana de açúcar e pastagem. O rio também sofre a influência do esgoto que é despejado a sua jusante no trecho da BR050 nas proximidades da ponte.

**Córrego Jurema:** pertencente a sub-bacia do rio Pirapó, referencialmente localizado em 23°33'18,61" S e 51° 29'12,51" O na cidade de Apucarana-PR. Todo seu percurso contém mata ciliar, não apresenta residências em seus entornos, apesar de seu trecho a jusante estar inserido em perímetro rural. Seu fluxo de água se alterna em corredeiras, remansos e poções e em toda sua extensão possui uma grande quantidade de rochas de diversos tamanhos, apresentando um solo estável com sedimento fino.

**Córrego Indaia:** Pertencente a uma sub-bacia do rio Pirapó, situado nas coordenadas 23°32'58,85"S e 51°31'35,37"O, na cidade de Apucarana-PR. Região próxima ao perímetro urbano, e está aproximadamente a 1 km de distância do Distrito Pirapó. As margens apresentam grande quantidade de mata ciliar (ambas as margens), sombreando todo o trecho; fluxo misto entre ambientes de corredeira e remansos; em seu leito há a presença de pequenos seixos, rochas grandes, sedimento argiloso fino e uma grande quantidade de gramíneas.

**Córrego Iguá:** Córrego contido na bacia do rio Pirapó, situado nas coordenadas 23°33'34,77"S e 51°30'32,49"O. Todos os trechos apresentam aproximadamente 1,5 km de distância do perímetro urbano. Em ambas as margens apresentam grande quantidade de mata ciliar, proporcionando difícil acesso a calha do córrego e sombreando todo o trecho. O fluxo d'água é misto entre corredeiras, remansos e poções. Seu leito é muito estável em todo trecho, apresentando poucos seixos, muito sedimento argiloso fino e a dominância de matacões, formando lajeados.

**Córrego Japira:** situado nas coordenadas 23°32'58,45"S e 51°26'40,45"O na cidade de Apucarana-PR, pertencendo a sub-bacia do rio Tibagi. Encontra-se totalmente inserido no perímetro urbano do município, desprovida de vegetação ciliar a erosão é evidente nas margens, apresenta um assoreamento acentuado no seu leito o qual está compactado e possui uma grande quantidade de sedimento fino, seu fluxo é predominante de remansos e poções e a qualidade da água é afetada pela urbanização, com tendências de altas concentrações de matéria orgânica e resíduos, advindas principalmente de poluentes domésticos e industriais.

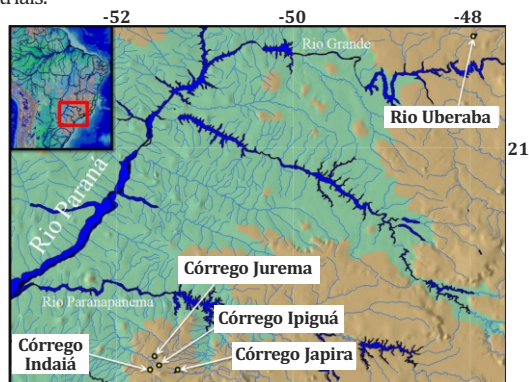


Figura 1. Localização dos pontos de amostragem na bacia do alto rio Paraná. / Figure 1. Site sample location in Upper Paraná River Basin.

#### Amostragem ictiológica

Os materiais foram coletados no período de Outubro (2014) à Julho de (2015), para o rio Uberaba, e no período de Janeiro à Novembro de 2012, para os outros córregos, com peneiras, de 1,0 x 0,50 m com malha de 3 mm entre nós adjacentes, e rede de arrasto, de 5 metros com malha de 5 mm entre nós adjacentes. A licença de coleta foi adquirida pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO (Número 33448-1) e pela comissão de ética no uso de animais (CEUA-UFTM nº 333).

Após a coleta, os peixes foram anestesiados (Cloridrato de Benzoína dissolvido em água, 100 ml/15 lt), mortos, fixados em formol 10% e conservados em álcool 70%. Em laboratório, os peixes foram identificados de acordo com Graça e Pavanelli (2007) e bibliografia especializada quando necessária. Para maior confiabilidade os exemplares testemunhos analisados neste projeto foram depositados na Coleção Ictiológica da Universidade Federal do Triângulo Mineiro.

#### Análise ecomorfológica

Para a análise das diferenças ecomorfológicas foram utilizados no mínimo 15 exemplares de *P. harpagos* de cada ambiente lótico, de maneira que em cada indivíduo foram tomadas 26 medidas morfométricas e calculadas seis áreas corporais. As medidas foram realizadas no lado esquerdo do corpo de cada espécime, com a utilização de paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, e as áreas obtidas através do desenho do contorno das estruturas e em seguida digitalizadas e calculadas no software AUTO CAD 2013.

As medidas morfométricas foram: Comprimento Total (CT), Comprimento Padrão (CP), Altura Máxima do Corpo (AIMCp), Altura Média do Corpo (AIM), Largura Máxima do Corpo (LMCp), Comprimento do Pedúnculo Caudal (CPd), Altura do Pedúnculo Caudal (AIPd), Comprimento da Nadadeira Caudal (CC), Altura da Nadadeira Caudal (AIC), Comprimento da Nadadeira Dorsal (CD), Altura da Nadadeira Dorsal (AID), Comprimento da Nadadeira Anal (CA), Altura da Nadadeira Anal (AIA), Comprimento da Nadadeira Peitoral (CPT), Altura da Nadadeira Peitoral (AIPt), Comprimento da Nadadeira Pélvica (CPv), Altura da Nadadeira Pélvica (AIPv), Comprimento da Cabeça (CCb), Altura da Cabeça (AICb), Largura da Cabeça (LCb), Altura Média do Olho (AIO), Altura Máxima da Boca (AlBo), Largura Máxima da Boca (LBo), Comprimento do Focinho com a boca Aberta (CFA) e Comprimento do Focinho com a boca Fechada (CFF) (Figura 2). Já as áreas calculadas foram: Área da nadadeira Dorsal (AD), Área da nadadeira Anal (AA), Área da nadadeira Caudal (AC), Área da Nadadeira Peitoral (APT), Área da nadadeira Pélvica (APv) e a Área do Olho (AO) (Figura 2).

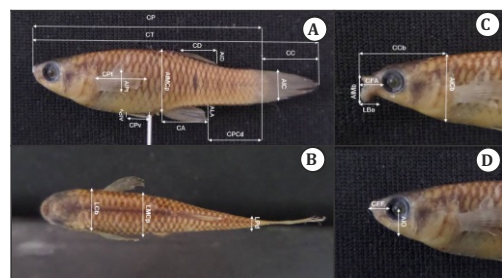


Figura 2. (A) Vista lateral: comprimento Total (CT), Comprimento Padrão (CP), Altura Máxima do Corpo (AIMCp), Comprimento do Pedúnculo Caudal (CPd), Altura do Pedúnculo Caudal (AIPd), Comprimento da Nadadeira Caudal (CC), Altura da Nadadeira Caudal (AIC), Comprimento da Nadadeira Dorsal (CD), Altura da Nadadeira Dorsal (AID), Comprimento da Nadadeira Anal (CA), Altura da Nadadeira Anal (AIA), Comprimento da Nadadeira Peitoral (CPT), Altura da Nadadeira Peitoral (AIPt); (B) vista dorsal: largura da cabeça (LCb), largura máxima do corpo (LMCp), largura do pedúnculo caudal (LPd); (C) vista lateral cabeça com a boca aberta: altura da cabeça (AICb), comprimento da cabeça (CCb), altura máxima da boca (AlBo), largura máxima da boca (LBo), comprimento do focinho com a boca aberta; (D) vista lateral da cabeça com a boca fechada: Altura Média do Olho (AIO) e Comprimento do Focinho com a boca Fechada (CFF). / Figure 2. (A) Lateral View: Total length (TL), Standart length (SL), Maximum body height (MBH), Caudal peduncle length (CPL), Caudal peduncle height (CPH), Caudal fin length (CFL), Caudal fin height (CFH), Dorsal fin length (DFL), Dorsal fin height (DFH), Anal fin length (AFL), Anal fin height (AFH), Pectoral fin length (PFL), Pectoral fin height (PFH); (B) dorsal view: Head width (HW), maximum body width (MBW), Caudal peduncle width (CPW); (C) Head lateral view with mouth opened: Head height (HH), Head length (HL), Maximum mouth height (MMH), Maximum mouth width (MMW), Snout length with mouth opened (SLOM); (D) Head lateral view with mouth closed: Eye median height (EMH), Snout length with mouth closed (SLMC).

Após a obtenção dos dados morfométricos, foram calculados 22 índices ecomorfológicos com base nos valores de áreas e medidas corporais. Estas proporções serviram para controlar o efeito do tamanho dos indivíduos e evidenciar formas e estruturas corporais (WINEMILLER, 1991). Tais índices foram calculados de acordo com as metodologias de Winemiller (1991), Mazzoni et al. (2010), Oliveira et al. (2010) e Pagotto et al. (2011).

Para evidenciar diferenças ecomorfológicas entre as populações foi realizada uma Análise de Variáveis Canônicas (AVC). Esta análise produz uma separação máxima entre todos os grupos, sendo que os eixos são combinações lineares das variáveis originais e seus valores evidenciam a quantidade de variação explicada por cada eixo. Posteriormente, foi realizado um teste "post hoc" de comparações pareadas de Hotelling entre as populações para testar a significância das diferenças. Todas as análises foram realizadas no software PAST versão 2.03 (HAMMER et al., 2001).

#### Caracterização funcional

Por meio das análises preliminares feitas pela ecomorfologia, foram constatadas diferenças ecomorfológicas entre as populações, assim as diferenças mais significativas serviram como base na seleção dos caracteres funcionais.

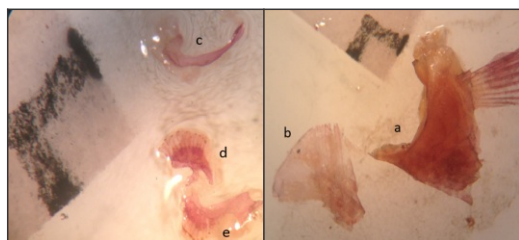
**Análise da dieta:** foi avaliada por meio da análise do conteúdo estomacal, utilizando um microscópio estereoscópico, observando a ocorrência e o volume de cada item alimentar de acordo com Hyslop (1980). Para mensurar o conteúdo estomacal foi utilizada uma placa milimetrada, obtendo o volume em mm<sup>3</sup> e depois os dados transformados em ml conforme Abel e Hellawell (1971).



Os itens alimentares foram identificados ao menor nível taxonômico possível seguindo as chaves de identificação de Mugnai et al. (2010) e Costa et al. (2006). Quando não foi possível chegar a níveis baixos taxonômicos utilizamos grupos ecológicos, como detrito, resto vegetal e insetos.

**Análise osteológica:** foram utilizados dez indivíduos de *P. harpagos* para cada ambiente lótico (córregos Japira, Jurema, Ipiguá, Indaiá e rio Uberaba), ou seja, cinquenta indivíduos ao total. Os caracteres foram observados através de materiais diafanizados e corados seguindo técnicas propostas por Dingerkus e Uhler (1977) e Taylor e Van Dyke (1985), que consistem em clarear a musculatura através de enzimas proteolíticas e colorir as cartilagens por meio de "alcian blue" e os ossos por meio de alizarina. A nomenclatura osteológica seguiu Weitzman (1962).

Após a diafanização, para cada indivíduo foi fotografado, por meio de um microscópio estereoscópico, os seguintes ossos: maxilar; pré-maxilar; dentário, ossos da nadadeira peitoral, ossos da nadadeira pélvica, osso hipural superior; osso hipural inferior e ossos do hipural (superior + inferior) (Figura 3). As áreas obtidas através das fotos das estruturas foram calculadas no software AUTO CAD 2013.



**Figura 3.** (a) Osso nadadeira peitoral, (b) Osso do hipural (inferior + superior), (c) Pré-maxilar; (d) Dentário e (e) Maxilar / **Figure 3.** (a) Pectoral fin boné, (b) Hipural boné (Lower + Upper), (c) Premaxillary, (d) Dentary and (e) Maxillary.

**Matriz funcional:** foram utilizados como atributos funcionais os itens alimentares (oriundos da análise da dieta) e a osteologia de algumas estruturas. Para os atributos relacionados a dieta dos indivíduos, foi usado a proporção do item alimentar sobre o volume total do estômago. Os itens alimentares utilizados foram: detritos/sedimentos, resto de raiz, resto do inseto, resto de planta, Dípteros (larva), Coleópteros (L), Trichoptera (adulto/terrestre), Trichoptera (ninf/aquática), Trichoptera (larva/aquática), Chironomidae (larva) e Homoptera (larva).

Para a análise dos ossos foram feitas as seguintes proporções: comprimento da cabeça sobre a área do maxilar; altura da boca sobre a área do maxilar; largura da boca sobre a área do maxilar; comprimento do focinho com a boca aberta sobre a área do maxilar; comprimento do focinho com a boca fechada sobre a área do maxilar; comprimento da cabeça sobre a área do pré-maxilar; altura da boca sobre a área do pré-maxilar; largura da boca sobre a área do pré-maxilar; comprimento do focinho com a boca aberta sobre a área do pré-maxilar; comprimento do focinho com a boca fechada sobre a área do osso do pré-maxilar; comprimento da cabeça sobre a área do dentário; altura da boca sobre a área do dentário; largura da boca sobre a área do dentário; comprimento do focinho com a boca aberta sobre a área do dentário; comprimento do focinho com a boca fechada sobre a área do dentário; altura da nadadeira peitoral sobre a área do osso da nadadeira peitoral; comprimento da nadadeira peitoral sobre a área do osso da nadadeira peitoral; altura da nadadeira pélvica sobre a área do osso da nadadeira pélvica; comprimento da nadadeira pélvica sobre a área do osso da nadadeira pélvica; altura da nadadeira caudal sobre a área do osso do hipural superior; comprimento da nadadeira caudal sobre a área do osso do hipural superior; altura da nadadeira caudal sobre a área do osso do hipural inferior; comprimento da nadadeira caudal sobre a área do osso do hipural inferior; altura da nadadeira caudal sobre a área dos ossos do hipural (superior + inferior) e comprimento da nadadeira caudal sobre os ossos do hipural (superior + inferior).

**Análise de dados funcionais:** Após a obtenção da matriz funcional foi realizada uma ordenação multivariada exploratória (Análise de Variáveis Canônicas-CVA) para apresentar as características funcionais que mais explicaram as diferenças entre as populações. As características funcionais que influenciaram as diferenças foram comparadas separadamente em uma relação interpopulacional. Para isso, realizamos o teste não paramétrico de "Kruskal-Wallis", para verificar se havia diferenças funcionais entre as populações. Em seguida foi feito o teste pareado comparativo de "Mann-Whitney", a fim de evidenciar onde exatamente estavam as diferenças nas relações interpopulacionais específicas.

## Resultados

De acordo com as análises de variáveis canônicas, os índices que mais explicaram as diferenças ecomorfológicas foram encontrados no "CVA 1", com 52,78%, sendo que os índices mais significativos foram: Razão Aspecto da Nadadeira Anal (valor positivo), Largura Relativa da

Cabeça, Altura Relativa da Boca, Área Relativa da Nadadeira Dorsal, Área Relativa da Nadadeira Anal e Área Relativa da Nadadeira Peitoral (valores negativos). O eixo "CVA 2" apresentou menor variância (30,78%), e os índices mais significativos foram: Área Relativa da nadadeira Dorsal, Área Relativa da nadadeira Anal, Área Relativa da nadadeira Pélvica (valores positivos) e Razão Aspecto da Nadadeira Pélvica (valor negativo) (Tabela 1). Na comparação pareada de Hotelling, todas as populações apresentaram diferenças significativas entre si, exceto na relação entre as populações dos córregos Japira e Ipiguá (Tabela 2).

De acordo com os dados e a direção proporcionada pela ecomorfologia, utilizou-se caracteres relativos a atividade de natação e alimentação para a análise funcional exploratória. Após a análise exploratória as características funcionais retidas pelos eixos foram: razão dos recursos detritos/sedimentos sobre o volume total do estômago; razão do recurso resto de plantas sobre o volume total do estômago; a razão da altura da boca sobre a área do pré-maxilar; razão da largura da boca sobre a área do pré-maxilar; a razão do comprimento do focinho com a boca fechada sobre a área do pré-maxilar; a razão altura da nadadeira peitoral sobre a área do osso da nadadeira peitoral; a razão do comprimento da nadadeira peitoral sobre a área do osso da nadadeira peitoral; e razão da altura da nadadeira pélvica sobre a área do osso da nadadeira pélvica (Figura 4 e Tabela 3).

Nas relações interpopulacionais os atributos funcionais que apresentaram diferenças significativas foram: detritos/sedimentos ( $p=0,01$ ), altura da boca sobre a área do pré-maxilar ( $p=0,01$ ), comprimento do focinho com a boca fechada sobre a área do pré-maxilar ( $p=0,03$ ), comprimento da nadadeira peitoral sobre a área do osso da nadadeira peitoral ( $0,006$ ), altura da nadadeira peitoral sobre a área do osso da nadadeira peitoral ( $p=0,002$ ) e a altura da nadadeira pélvica sobre a área do osso da nadadeira pélvica ( $p=0,002$ ).

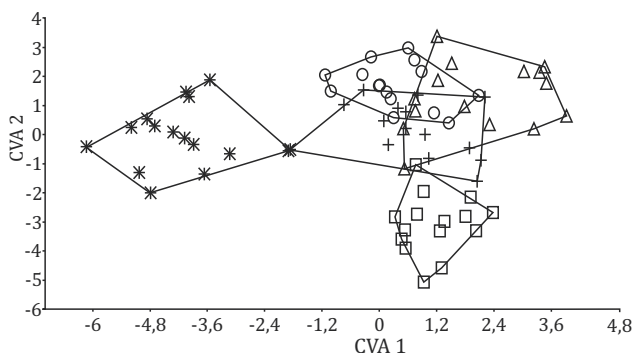
Na relação interpopulacional pareada dos atributos funcionais, a altura da boca sobre a área do pré-maxilar; a largura da boca sobre a área do pré-maxilar e o comprimento do focinho com a boca fechada sobre a área do pré-maxilar, exibiram diferenças significativas entre as populações dos córregos Indaiá e Japira (respectivamente,  $p=0,004$ ,  $p=0,001$  e  $p=0,01$ ). Já nos atributos funcionais altura da peitoral sobre a área da peitoral, comprimento da peitoral sobre a área da peitoral e altura da pélvica sobre a área do osso da nadadeira pélvica, foram apresentadas diferenças significativas apenas entre as populações dos córregos Indaiá e Jurema (respectivamente,  $p=0,02$ ,  $p=0,006$  e  $p=0,04$ ). Ainda na razão entre altura da nadadeira peitoral e a área do osso da nadadeira peitoral, também exibiram diferenças significativas entre as populações do rio Uberaba e córrego Indaiá ( $p=0,005$ ), assim como, na relação da altura da nadadeira pélvica sobre a área do osso da nadadeira pélvica, com diferenças entre as populações dos córregos Indaiá e Japira ( $p=0,02$ ) (Tabela 4).

**Tabela 1.** Valores da Análise de Variáveis Canônica para índices ecomorfológicos nas populações de *Phalloceros harpagos*. Números em negrito representam os valores que influenciaram a separação das populações. / **Table 1.** Values of canonical variables analysis for ecomorphological index in *Phalloceros harpagos* populations. Bold numbers represent values that influenced population divergences.

WILK'S LAMBDA = 0,01 F = 4,665 p = 0,00000000000000000002		
EIXO	1	2
AUTOVALORES	5,136	2,996
VARIÂNCIA (%)	52,78	30,78
Índice de compressão (IC)	-0,04405	0,011808
Índice de depressão (ID)	-0,05123	0,002835
Comprimento relativo do pedúnculo (CRPD)	-0,04194	0,032835
Altura relativa do pedúnculo (AIRPD)	-0,04385	0,014311
Largura relativa do pedúnculo (LRPD)	-0,05977	0,012741
Comprimento relativo da cabeça (CRCB)	-0,05155	0,02475
Altura relativa da cabeça (AIRCB)	-0,0425	0,017028
Largura relativa da cabeça (LRCB)	<b>-0,0655</b>	0,011313
Altura relativa da boca (AIRBo)	<b>-0,06438</b>	0,036354
Largura relativa da boca (LRBo)	-0,05239	0,03329
Índice de protrusão (IP)	-0,05011	0,025718
Posição vertical do olho (PVO)	-0,05237	0,022952
Área relativa nadadeira dorsal (ARD)	<b>-0,07314</b>	<b>0,084799</b>
Área relativa nadadeira caudal (ARC)	-0,05021	0,039694
Razão aspecto nadadeira caudal (RAC)	-0,04954	0,022739
Área relativa nadadeira anal (ARA)	<b>-0,06886</b>	<b>0,083769</b>
Razão aspecto nadadeira anal (RAA)	<b>0,007945</b>	-0,00179
Área relativa nadadeira peitoral (ARPt)	<b>-0,06292</b>	0,047663
Razão aspecto nadadeira peitoral (RAPt)	-0,02212	0,002745
Área relativa nadadeira pélvica (ARPV)	-0,04068	<b>0,07098</b>
Razão aspecto nadadeira pélvica (RAPV)	-0,053	<b>-0,04277</b>

**Tabela 2.** Resultados da análise comparativa pareada de Hotelling entre os ambientes lóticos amostrados. Valores significativos em negrito. / **Table 2.** Results of pairwise comparative analysis of Hotellings among sample lotics environmental.

	JAPIRA	JUREMA	IPIGUA	INDAIA	UBERABA
JAPIRA	0	<b>0,004</b>	0,26	<b>0,001</b>	<b>0,01</b>
JUREMA		0	<b>0,009</b>	<b>0,02</b>	<b>0,00001</b>
IPIGUA			0	<b>0,04</b>	<b>0,0001</b>
INDAIA				0	<b>0,0003</b>



**Figura 4.** Distribuição dos escores ecomorfológicos na Análise das Variáveis Canônicas entre as populações de *Phalloceros harpagos*. Círculo= córrego Ipiгуа; triângulo= córrego Indaia; quadrado= córrego Jurema; cruz= córrego Japiira; e asterisco= rio Uberaba. / **Figure 4.** Distribution of the ecomorphological scores in the Analysis of Canonic Variables among *Phalloceros harpagos* populations. Circle = stream Ipiгуа; triangle = Indaia stream; square = Jurema stream; cross = Japiira stream; and asterisk = Uberaba river.

**Tabela 3.** Valores da Análise de Variáveis Canônica para os atributos funcionais nas populações de *Phallocero harpagos*. Valores que inflenciam as diferenças em negrito. \* = com diferenças significativas entre os pontos. / **Table 3.** Values of the Canonic Variable Analysis for the functional attributes in *Phallocero harpagos* populations. Values that inflist the differences in bold. \* = with significant differences between points.

WILK'S LAMBDA = 0,0003 F = 0,8718 p = 0,69		
EIXO	1	2
AUTOVALORES	18,46	14,4
%	49,81	38,85
<b>Detrito/sedimento</b>	<b>-0,0443</b>	<b>0,015707</b>
Resto de raiz	0,002302	-0,00037
Díptera	0,000897	-0,00102
Resto de inseto	-0,00272	0,000166
<b>Resto de planta</b>	<b>-0,01424</b>	<b>-0,00702</b>
Coleóptera	-0,00011	0,000731
Trichoptera (adulto/terrestre)	-0,00426	-0,00288
Trichoptera (ninf/aquática)	-9,28E-06	1,37E-05
Trichoptera (larva/aquática)	-0,00089	-0,00057
Chironomidae (larva)	-0,00186	-0,00304
Hymenoptera	0,001444	-0,0028
Homoptera (larva)	-0,00056	-0,00036
CCB/AM	0,001725	-0,00025
ALBO/AM	0,007459	-0,00043
LBO/AM	0,007088	0,000733
CFA/AM	0,005359	-0,00162
CFF/AM	0,00609	0,000683
CCB/APM	0,00246	0,002619
<b>ALBO/APM</b>	<b>0,011078</b>	<b>0,01187</b>
LBO/APM	0,01059	<b>0,012127</b>
CFA/APM	0,007759	0,006848
<b>CFF/APM</b>	<b>0,009111</b>	<b>0,01168</b>
CCB/AD	0,002313	-0,00031
ALBO/AD	0,01012	-0,00014
LBO/AD	0,008821	0,000162
CFA/AD	0,007282	-0,00205
CFF/AD	0,008049	0,00056
<b>ALPT/AP</b>	<b>0,053391</b>	<b>-0,01066</b>
<b>CPT/AP</b>	<b>0,025639</b>	<b>-0,00489</b>
<b>ALPv/APv</b>	<b>0,009867</b>	<b>-0,00371</b>
CPv/APv	0,001783	-0,0029
ALC/AHE	0,00423	0,001625
CC/AHI	0,002384	0,000534
ALC/AHS	0,003838	0,002336
CC/AHI	0,002097	0,000975
ALC/HIPURAL	0,008068	0,003962
CC/HIPURAL	0,004481	0,001509

**Tabela 4.** Análise pareada comparativa de "Mann-Whitney" entre as populações de *Phalloceros harpagos* na bacia do alto rio Paraná (apenas as relação com diferenças significativas). Números destacados em negrito representam valores significativos. / **Table 4.** Comparative paired analysis of "Mann-Whitney" among populations of *Phalloceros harpagos* in the upper Paraná river basin (only those with significant differences). Numbers highlighted in bold represent significant values.

	CÓRREGO JAPIRA	CÓRREGO JUREMA	CÓRREGO IPIGUA	CÓRREGO INDAIA	CÓRREGO UBERABA
<b>ALBO/APM</b>					
CÓRREGO JAPIRA	-	1,00	0,93	<b>0,004</b>	0,36
<b>LBO/APM</b>					
CÓRREGO JAPIRA	-	1,00	1,00	<b>0,001</b>	0,17
<b>CFF/APM</b>					
CÓRREGO JAPIRA	-	1,00	1,00	<b>0,01</b>	0,93
<b>ALPT/AP</b>					
CÓRREGO JUREMA	-	-	0,71	<b>0,01</b>	1,00
CÓRREGO INDAIA	-	-	-	-	<b>0,005</b>
<b>CPT/AP</b>					
CÓRREGO JUREMA	-	-	0,29	<b>0,006</b>	1,00
<b>ALPv/APv</b>					
CÓRREGO JAPIRA	-	1,00	0,19	<b>0,01</b>	1,00
CÓRREGO JUREMA	-	-	0,44	<b>0,04</b>	1,00

## Discussão

Como base nos resultados da ecomorfologia a população do Rio Uberaba apresentou (em relação as populações dos córregos Indaia, Japiira e Ipiгуа) a característica de consumidor de recursos alimentares com menor tamanho e (GATZ Jr, 1979; WINEMILER, 1991; OLIVEIRA et al., 2010) de maior capacidade de sucção (NORTON e BRAINERD, 1993. Essa distinção nos atributos alimentares apresentados ocorre frente as distintas características longitudinais e alterações antrópicas instaladas nos ambientes. Assim, as divergências ecomorfológicas devido ao tamanho dos itens alimentares, entre o rio Uberaba e os outros córregos, pode ser explicado pelo tamanho do recurso na coluna d'água. Vannote et al. (1980) sugere que em ambientes com características de cabeceiras (como todos os outros pontos amostrados) os alimentos possuem um tamanho maior (contribuição alóctone da mata ciliar e da margem) que culmina na grande abundância de fragmentadores. Este fato não ocorre no rio Uberaba de forma intensa, pois este apresenta um corpo hídrico com maior extensão (com menor contribuição alóctone) e a matéria orgânica disponível é mais particulada devido aos processos a montante.

Já os atributos significativos natatórios referentes a ecomorfologia e morfologia funcional na população Uberaba, mostraram característica de menor capacidade de estabilização em frenagens, acelerações e manobrabilidade, mas podem realizar regressões rápidas eficientes (GOSLINE, 1971; BOND, 1979; BREDA et al., 2005). Essas características podem estar refletidas, também nos processos que ocorrem na sua dimensão longitudinal, o rio Uberaba é um ambiente híbrido, devido a presença de uma barragem, desta forma, a população do rio Uberaba (principalmente, os indivíduos na região lacustre) necessita de uma menor capacidade natatória, devido a baixa resistência natatória proporcionada pela característica do ambiente (AGOSTINHO et al., 1992), o que pode culmina em uma maior altura da nadadeira peitoral sobre a área do osso da peitoral, diminuindo a capacidade muscular de tração nestes ossos. Esta tendência no córrego Indaia é significativamente inversa já que seu fluxo possui uma predominância, principalmente, de corredeiras (SOUZA et al., 2014), neste caso uma menor razão no atributo funcional, no qual o osso exibe uma área maior e uma região mais ampla para inserção de músculos para tração motora.

A população do córrego Jurema, em relação a todas as outras populações, exibiu maior capacidade natatória com eficiência em manobras estáveis durante frenagens e acelerações (GATZ Jr, 1979; WATSON; BALON; 1984), e atributos de peixes que exploram recursos nas regiões mais bentônicas (VIDELER, 1993; BREDA et al., 2005) este dado pode estar relacionado com as características do córrego, que de acordo com Souza et al. (2013), o córrego apresenta um fluxo de água que se altera em corredeiras e remansos em todo seu curso, e apresenta grande quantidade de rochas de diversos tamanhos. Portanto, essa população necessita de uma estrutura corporal mais versátil e intermediária para maior eficiência natatória acompanhando as variações hidrodinâmicas deste ambiente.



Segundo Darwin (1859), pressões ambientais influenciam a seleção de atributos morfológicos que melhor auxiliam na história de vida de uma população. Este fato é constatado nas variações morfológicas entre as populações, que são regidas, principalmente, pelos distintos fluxos hídricos observados em cada local amostrado.

Outra comparação importante é a população do córrego Indaiá, comparada com as populações Ipiguá e Japira, a qual possui uma pequena tendência de separação nas características alimentares, com baixa capacidade de sucção (NORTON; BRAINED, 1993) tendendo a se alimentar de recursos maiores (GATZ Jr, 1979; WINEMILER, 1991; OLIVEIRA et al., 2010), e natatórias, com maior capacidade de estabilização em manobras de frenagens e acelerações (GOSLINE, 1971; BOND, 1979; BREDA et al., 2005), podendo realizar movimentos de regressão rápidos (GOSLINE, 1971; BREDA et al., 2005).

Entre as populações dos córregos Ipiguá e Indaiá, é possível notar que estes ambientes possuem características ambientais similares (ver área de estudo), que proporcionou um evento intrigante nos dados ecomorfológicos, exibindo uma distinção entre as duas populações refletidas pelo tamanho do recurso explorado. Desta forma, a população do Indaiá tem a capacidade de se alimentar de recursos maiores, em relação aos indivíduos do córrego Ipiguá. Fato também observado em seus parâmetros funcionais (em relação ao córrego Japira) no qual as áreas ósseas sempre se mostram maiores, refletindo a adaptação de uma estrutura óssea mais rígida e larga para utilizar recursos que necessitam de mais energia para ser fragmentado.

Contudo ao observar a estrutura da assembleia de cada córrego nota-se uma maior abundância da espécie exótica *Poecilia reticulata* Peters 1859 no córrego Ipiguá (SOUZA et al., 2014). Desta maneira, uma explicação plausível para esta distinção ecomorfológica não pode ser pautada apenas pelo fator físico das características ambientais de cada córrego e sim por um fator biológico de interações de espécies. A maior abundância de *P. reticulata* gera uma intensificação da competição interespecífica pelos recursos alimentares, forçando assim, de acordo com Norton et al. (1995), uma exclusão competitiva de indivíduos com menor plasticidade adaptativa na população de *P. harpagos*, selecionando apenas os indivíduos que exploram os recursos (menores) distintos dos da espécie exótica (recursos maiores).

Vários trabalhos (POMPEU; ALVES, 2003; VIEIRA; SHIBATTA, 2007; CUNICO et al., 2009; SOUZA; TOZZO, 2013; SOUZA et al., 2013; SOUZA et al. 2014; SOUZA et al., 2015; MISE et al., 2015) relatam que presença de espécies exóticas similares filogeneticamente, especialmente na relação *P. harpagos* versus *P. reticulata*, culmina em uma interação negativa, sendo que muitas vezes a espécie nativa tem sua abundância reduzida ou localmente extinta (POMPEU; ALVES, 2003). Este fato se dá devido as características adaptativas da espécie exótica, favorecida pela alta taxa reprodutiva (GOMIERO; BRAGA, 2007) e sua característica generalista (LIEM, 1980), dando-lhe maior amplitude adaptativa para colonizar diversos tipos de ambientes sem muitas restrições (SOUZA; TOZZO, 2013).

Em síntese, baseados nos resultados foi possível constatar que realmente populações de diferentes bacias hidrográficas podem exprimir distintos padrões ecomorfológicos e funcionais. Este fato é mais evidenciado quando observado populações mais distantes geograficamente, como no caso do rio Uberaba em relação aos outros córregos, estes mais próximos entre si. Assim, nossa hipótese inicial foi corroborada. Outro fator importante foram as ferramentas utilizadas para constatar nossa hipótese, a utilização da ecomorfologia concomitante (assim como, pressuposto para os caracteres funcionais) com a diversidade funcional, mostrou-se eficiente para prognósticos sobre as características morfológicas das populações. Assim, diminuiu a inclusão de caracteres funcionais aleatórios e/ou não significantes para os atributos ecológicos presentes nas populações.

Por fim, os impactos antrópicos diagnosticados nos ambientes lóticos analisados (e.g. construção de barragens, degradação da mata ciliar, introdução de espécies exóticas, dentre outras) refletiram que ações de preservação, mitigação e/ou compensação são necessárias para manter a estrutura funcional destes ambientes. Estas ações devem estar contidas nos planos de atividades das instituições que gerenciam estas regiões, assim como, fiscalizações mais eficientes para sanar estes distúrbios que podem afetar drasticamente a estrutura das comunidades aquáticas.

#### Agradecimentos

Ao laboratório de Ecologia e Evolução pelo suporte físico e logístico. Souza F. agradece a CAPES pelo provimento de bolsa.

#### Referências Bibliográficas

- ABEL, R.; HELLAWELL, J. M. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, v. 3, p. 29-37, 1971.
- AGOSTINHO, A. A.; JÚLIO JR.; H. F.; BORGHETTI, J. R.; Considerações sobre os impactos de representamentos na ictiofauna e medidas para sua atenuação. Um estudo de caso: reservatório de Itaipu. *Revista Unimar*, v. 14, p. 89-107, 1992.
- BOND, C. E. *Biology of fishes*. Philadelphia: Saunders College Publishing. 1979. 514p.
- BREDA, L.; OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, v. 27, n. 4, p. 371-381, 2005.
- BROOKS, D. R.; MCLENNAN, D. A. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press: Chicago. 1991. 434p.
- CIANCIRUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidade filogenética e funcional. *Novas Abordagens Para a Ecologia de comunidades. Biota Neotropica* Campinas, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.
- COSTA, C.; IDE, S.; SIMONKA, C. E. *Insetos imaturos. Metamorfose e Identificação*. Editora Holos: Ribeirão Preto. 2006. 249 p.
- CUNICO, A. M.; GRAÇA, W. J.; AGOSTINHO, A. A.; DOMINGUES, W. M.; LATTINI, J. D. fish, Maringa urban stream, Pirapó River drainage, Upper Paraná River Basin, Parana State, Brazil. *Check List*, v. 5, n. 2, p. 273-280, 2009.
- DARWIN, C. *On the Origin of Species*. London: John Murray, 1859.
- DINGERKUS, G.; UHLER, L. D. Enzyme cleared of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain technology*, v. 52, n. 4, p. 229-232, 1977.
- GATZ, JR. A. J. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, v. 21, n. 2, p. 91-124, 1979.
- GOMES, L. N.; PINHEIRO, J. R.; PIORSKI, N. M. Aspectos ecomorfológicos da comunidade de peixes do estuário do rio Anil, Ilha de São Luis - MA. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, v. 16, p. 29-34, 2003.
- GOMIERO, L. M.; BRAGA, F. M. S. Reproduction of a fish assemblage in the State of São Paulo, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 67, n. 2, p. 283-292, 2007.
- GOSLINE, W. A. *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. Honolulu: University Press of Hawaii. 1971. 208p.
- GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. Maringá: EDUEM, 2007. 241p.
- HAMMER, O.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistic software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, v. 4, n. 1, p. 9, 2001.
- HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis - a review of methods and their application; *Journal Fish Biology*, v. 17, p. 411-429, 1980.
- LAGLER, K. F. *Ichthyology*. 2. ed. New York: Wyles & Sons Ltd, 1977.
- LEISLER, B.; WINKLER, H. *Ecomorphology*. Pp. 155-176. In: JOHNSTON, R. F. *Current Ornithology*, Washington: Springer. 1995.
- LIEM, K. F. Adaptive significance of intraspecific and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist*, v. 20, p. 295-314, 1980.
- LOWE-MCCONNELL, R. H. L. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. New York: Cambridge Univ. Press, 1987. 382p.
- MAZZONI, R.; MORAES, M.; REZENDE, C. F.; MIRANDA, J. C. Alimentação e padrões ecomorfológicos das espécies de peixes de riacho do alto Tocantins, Goiás, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, v. 100, n. 2, p. 162-168, 2010.
- MISE, F. T.; SOUZA, F.; PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E. Intraspecific ecomorphological variations in *Poecilia reticulata* (Actinopterygii, Cyprinodontiformes): comparing populations of distinct environments. *Iheringia, Série Zoologia*, v. 105, n. 2, p. 217-222, 2015.
- MORAES, A. F. S. L.; JORDÃO, B. Q. Water resources deterioration and its impact on human health. *Revista Saúde Pública*, v. 36, n. 3, p. 370-373, 2002.
- MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BAPTISTA, D. F. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: Technical Books. 2010. 176p.
- NORTON, S. F.; BRAINERD, E. L. Convergence in the feeding mode of ecomorphologically similar species in the Centrarchidae and Cichlidae. *Journal of Experimental Biology*, v. 176, p. 11-29, 1993.
- NORTON, S. F.; LUCZKOVICH, J. J.; MOTTA, P. J. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes, Dordrecht*, v. 44, p. 287-304, 1995.
- OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E.; BREDA, L.; MINTE-VERA, C. V.; PAIVA, L. R. S.; VISMARA, M. R. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, v. 8, n. 3, p. 569-586, 2010.
- PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E.; OLIVEIRA, E. F.; YAMAMURA, C. B. Trophic ecomorphology of Siluriformes (Pisces, Osteichthyes) from a tropical stream. *Brazilian Journal of Biology*, v. 71, n. 2, p. 469-479, 2011.
- PERES-NETO, P. R. *Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riacho*. Pp. 209-236. In: CARAMASCHI, E. P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P. R. (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VI. Rio de Janeiro: PPG-UFRRJ, 1999.
- POMPEU, P. S.; ALVES, C. B. M. Local fish extinction in a small tropical lake in Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 1, n. 2, 2003.
- SCHAEFER, S. A. *Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae)*. p.375-400. In: MALABARBA, L.R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 1998.
- SOUZA, F.; ABREU, J. A. S.; SILVA, C. E.; GOUVEIA, A. A. Relação entre parâmetros ecológicos e qualidade ambiental em três córregos na bacia do alto rio Paraná. *Biotemas*, v. 26, n. 4, p. 101-110, 2013.
- SOUZA, F.; OLIVEIRA, E. F.; PAGOTTO, J. P. A.; SILVA, C. E. Estrutura ictiofaunística na zona litorânea de um lago urbano na bacia do rio Ivaí. *Revista em Agronegócios e Meio Ambiente* v. 8, n. 1, p. 95-110, 2015.
- SOUZA, F.; SANTOS, C. J.; MATEUSSI, N. T. B.; ZUANON, L. A.; Ota, R. R.; Variação espacial na estrutura da ictiofauna em dois riachos na bacia do rio Pirapó. *Revista Meio Ambiente e Sustentabilidade*, v. 6, n. 3, p. 366-382, 2014.
- SOUZA, F.; TOZZO, R. A. *Poecilia reticulata* Peters 1859 (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) como possível bioindicador de ambientes degradados. *Revista Meio ambiente e Sustentabilidade*, v. 3, n. 2, p. 163-175, 2013.
- TAYLOR, W. R.; DYKE, C. V. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiun*, v. 9, n. 2, p. 107-119, 1985.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 37, n. 1, p. 130-137, 1980.
- VIDELER, J. J. *Fish swimming*. The Netherlands: Chapman & Hall. 1993. 206p.
- VIEIRA, D. B.; SHIBATTA, O. A. Peixes como indicadores da qualidade ambiental do Ribeirão Esperança, Município de Londrina, Paraná, Brasil. *Biota Neotropica*, v. 7, n. 1, 2007.
- WATSON, D. J.; BALON, E. K. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, v. 25, p. 371-384, 1984.
- WEITZMAN, S. H. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, v. 8, n. 1, p. 1-77, 1962.
- WINEMILLER, K. O. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, v. 61, n. 4, p. 343-365, 1991.